第12卷 第4期 动物学研究 Vol. 12, No. 4
1991年11月 ZOOLOGICAL RESEARCH Nov., 1991

中国大鲵视网膜的光镜和扫描电镜研究

张育辉 李丕鹏 方荣盛
（陕西师范大学生物系）

马新明 邢立宏
（陕西师范大学实验中心）

摘 要

用光镜和扫描电镜观察了大鲵（*Andrias davidianus*）视网膜各类细胞的形态及分布，对视细胞和节细胞进行计数。视网膜中三个核层及两个网状层分布均匀，无中央凹。每张视网膜的视细胞总数约130000，节细胞约8000，视杆与视锥之比为8.5:1。扫描电镜下，视杆外节表面的小叶间沟清晰；视杆视锥外节均有从内节伸出的20—30条萼状突起；核周体表面亦有20—30条细胞质突起。文中还报道了幼体视细胞的形态及密度。讨论了上述结构的机能。

关键词，大鲵，视网膜，形态，扫描电镜

自 Howard (1918) 报道美洲泥螈视网膜形态以后，许多学者对有尾两栖动物的视网膜形态和机能进行了研究，Brown (1963) Dowling (1969) Werblin (1969) 用光镜及透射电镜等手段研究了泥螈（*Necturus macucosus*）视网膜的结构与机能。国内有关无尾类、爬行类及鸟类视网膜的研究也不乏其文（鲍义恒，1979；王厚华，1981；吴奇久，1980；李俊凤，1989），但有尾两栖类视网膜的形态学研究尚未见报道。本文在观察珍稀有尾两栖动物大鲵（*Andrias davidianus*）视觉系统的眼球小、视神经纤细及中脑视叶不发达等特征后，用光镜和扫描电镜观察视网膜神经细胞的形态及类型分布，以求对大鲵视觉系统有较深刻的认识，为其生理生态研究提供基础，并丰富有尾两栖动物视器的形态学资料。

材料及方法

采用产于陕南宁陕的大鲵，7例成体全长30—45 cm，2例幼体全长14、15 cm，雌雄兼用。硫苯妥钠腹麻后，用0.7%盐水、2.5%戊二醛磷酸缓冲液心脏灌注。取眼球剪开角膜虹膜，除去晶状体后，置上述戊二醛液中再固定，再完整地剥离视网膜。4张

本文1990年6月2日收到，同年10月26日修回。

成体及3张幼体视网膜置1%锇酸中固定，酒精脱水后转100%醋酸异戊酯中过夜，临界点干燥、喷金，日立S—570扫描电镜观察拍照。另4张成体视网膜剪开边缘后铺片，纤维层在上，60°C甲醛蒸汽熏干固定，0.1%亚甲基蓝染色，5%钼酸铵定色，脱水、透明、封固后在光镜下进行节细胞计数。

4例成体眼球做常规石蜡切片，厚10 μm，HE和Cason's染色，在光镜下观察视网膜各层细胞的形态结构。

观 察 结 果

一、一般形态特征 在HE及Cason's染色的切片上观察，与其它脊椎动物相似，大鲵视网膜亦显示出十层。比较视网膜中央部和周围部，同类细胞大小较一致，核层均匀。经连续切片检查，视神经乳头附近未发现中央凹。视网膜总厚度平均206μm，各层厚度如表1所示。在固有神经组织中，内核层较外核层厚，节细胞层最薄。内网状层比外网状层厚得多（图版Ⅰ—1）。

外核层由两层视细胞核组成，有从内核层迁移的水平细胞、双极细胞核靠近此层。视细胞核多呈卵圆或圆形，一些视锥细胞核呈梨形，核大小为18—20μm。核周质较少，向外延伸为视杆视锥层。视杆呈圆柱状，外节长20—30 μm，粗10 μm。内节为椭球体和肌样体组成，直径小于外节，在Cason's染色的切片上，椭球体内有鲜红色的嗜酸性颗粒。视锥外节呈锥状，长8—10 μm，锥底直径约5 μm。视锥内节的椭球体比外节粗，直径约7 μm，而肌样体很细，仅2—3 μm。

表1 大鲵视网膜各层厚度

Table 1. Thickness of the retina several layer in *A. davidainus*

层次	名 称	厚度(μm)
1	色素上皮层	20
2	视杆视锥层	48
3	外界膜	3
4	外核层	30
5	外网状层	10
6	内核层	40
7	内网状层	28
8	节细胞层	20
9	神经纤维层	4
10	内界膜	3
合计		206

内核层有三层胞核，水平细胞核靠近外网状层，双极细胞核和无长突细胞核靠近内网状层。细胞核多呈圆形，大小与外核层相近。内核层中有大小不等、形状各异的müller's细胞核。

节细胞核仅为稀疏排列的一层，大小为14—20 μm。

二、扫描电镜观察视细胞形态 扫描电镜下，大鲵视细胞群中含大量的视杆细胞和少量的视锥细胞。双锥细胞（double cone）时常出现，其主锥与单锥大小相似，附锥较小（图版Ⅰ—6），主附锥等大者较少见。偶尔可见三锥细胞（triad cone）（图版Ⅰ—4），未发现双杆细胞。与光镜下观察一致，两类视细胞分布均匀，无中央区与周围区之别。视神经乳头处无视细胞分布，其直径约105 μm，可见视神经非常纤细（图版Ⅰ—3）。幼体大鲵的视细胞内外节长度与成体相似，直径小于成体（图版Ⅰ—8），视杆外节仅粗5—7 μm。扫描电镜下还验证了光镜下测得的成体视细胞大小。

视杆外节表面有 1 条较宽的纵行凹陷，其深层为纤毛突 (ciliary process)。有20—30条纵行的小叶间沟 (interlobular furrows) 自外节基部延伸至末端，它们相互平行，相间约0.5 μm，将外节内部的膜盘分隔成花瓣状结构。视杆内节表面未见此沟。在内外节相接处，有20—30条细胞质突起从周围突出，称萼状突起 (calycal process)，它们最粗不超过0.2 μm，每条突起嵌入 1 条小叶间沟内，像栅栏一样包围着外节。部分材料的萼状突起脱落，在内外节交界处留有一圈小孔为其痕迹。在外节表面还有少量粗细不等的细小突起，最粗的约 1 μm，弯曲着攀附于外节表浅，它们联系相邻的视杆，也可能与伸入视杆视锥层的色素上皮突起相接（图版 I — 4 、 5 、 6 ）。

视锥外节表面无小沟，萼状突起附于锥状外节表浅，使外节呈幅射状小叶（图版 I — 6 ）。

无论视杆或视锥细胞，核周体周围都发出一圈细胞质突起，数量与萼状突起相当，但较粗，由核周体表面伸向内节方向，相互平行排列，恰似植物主根周围轮生的须根一样（图版 I — 4 、5 、6 ）。

三、视细胞和节细胞计数　由于各类视细胞均匀分布，故在扫描电镜下，每张视网膜随机取15个不重叠的小样区，相对视细胞顶端拍照（图版 I — 2 ）。在照片上进行视细胞计数时，单锥与双锥从顶端不易分辨，故将视细胞仅分为视杆视锥两类，双锥和三锥都未能单独统计。按照片中小区面积和细胞数计算每张视网膜的两类视细胞密度。扫描电镜制样中，视网膜缩水率为25%，故将上述视细胞密度减小25%。然后分别对成体组和幼体组进行统计处理，求各自视细胞的平均密度。

光镜下观察视网膜铺片，节细胞分布均匀，大小较一致（图版 I — 7 ），故随机取30个样区，在网格测微尺下进行节细胞计数，经统计处理求其密度。铺片的缩水率很小，故节细胞密度未作修正。

光镜下用网格测微尺分别测得10张未脱水的成体视网膜面积，平均值为10.70mm²，4 张幼体的平均面积为6.71 mm²。按上述求得的密度，计算每张视网膜所含视细胞和节细胞的总数。见表 2 。

表 2　大鲵视细胞、节细胞的密度及总数 ($\bar{X} \pm SD$)

Table 2. Density, total number of photoreceptors and retina ganglion cells in *A. davidainus* ($\bar{X} \pm SD$)

年龄组		视细胞			节细胞
		视杆细胞	视锥细胞	共计	
成体	密度（个/mm²）	11039±1288	1294±136	12333±1171	805±64
	总数（个）	118117±13781	13846±1455	131973±12530	8609±683
幼体	密度（个/mm²）	15266±301	2483±404	17749±687	
	总数（个）	102435±2020	16661±2711	119096±4610	

表 2 中，成体视细胞与节细胞数量之比为16:1，视杆与视锥数量比为 8.5:1，幼体

的视杆与视锥数量比为6:1，即幼体视锥比例明显大于成体。虽然幼体视细胞密度较大，但由于视网膜面积小，视细胞个体小，总数与成体相近。

讨 论

视网膜神经细胞的形态结构及数量分布决定动物的感光机能，而形态机能特征与动物的生活习性相适应。

大鲵视网膜各核层分布均匀，无中央凹，总厚度约200 μm，这些与泥螈及某些无肺蝾螈相似。两个核层的胞核层数与泥螈(*N. macucosus*)相同，外核层有两层胞核，内核层3层，节细胞仅1层。无肺蝾螈的外核层有两层，内核层达6—11层，节细胞层随眼球大小而异，可有2—6层。黑斑蛙的节细胞分布不均，周围部仅1层，中央部则有5—6层，而且节细胞大小有分化，可分三类。比较而言，可见大鲵视网膜结构较简单、较原始。一般认为，当内核层细胞数目大于外核层，外核层数目大于节细胞时，数个感光细胞由更多的联络细胞将反应信息集合到一个节细胞上，使单个节细胞有较大的感受域，从而提高视敏度，但视觉不大精确。大鲵视网膜正是如此。

典型的昼视动物视细胞与节细胞数目之比为1:1，而夜视动物为100:1。大鲵的视细胞与节细胞比例为16:1，视细胞中视杆与视锥的比例为8.5:1，这样的细胞分布形式说明大鲵视网膜以适应夜视为主。这与它栖居洞穴，多在黄昏及夜间活动的生活习性相适应。大鲵幼体的视锥比例较大，其视锥视杆在发育中的数目消长有待观察大量标本。不过据报道，刚孵化的大鲵幼仔对光线很敏感。我们观察的幼体也有躲避强光的习性，而成体并非如此，这可能与幼体视锥比例较大有关。

大鲵节细胞密度每平方毫米仅约800，每张视网膜节细胞总数仅约8000，视神经乳头粗105 μm，这与大体解剖观察的视神经很纤细、视顶盖不发达相一致。

视细胞外节体积的大小与视敏度有关。大鲵视杆视锥外节大小与泥螈相似，比高等动物粗得多。粗大的外节体积用以补偿大鲵稀疏的视细胞密度和有限的视细胞总数，使视细胞外节总体积可维持一定的视敏度，但视分辨能力很差。

大鲵视器上述特点，结合作者对其嗅器的研究，认为大鲵在捕食、御敌及繁殖等活动中可能以嗅感觉为主，视觉为辅。

大鲵视细胞中有一些双锥和三锥细胞。复合视细胞在许多动物均有，它们的发生和机能尚在探讨，有各种说法。值得注意的是，较低等的动物复合视细胞较多，而很高等的动物，复合视细胞则少见。

大鲵视杆外节表面的小叶间沟与Brown用透射电镜观察泥螈视杆外节的小沟 (deep fissures)形状及数目相似。黑斑蛙的小叶间沟在视杆的内外节上均有 (李俊凤，1989)，而大鲵仅限于外节。小叶间沟存在的意义可能是增大外节表面积，或与萼状突起的机能相关。萼状突起的机能仍不甚明了，有认为它可能保持内外节呈直线排列，以保证视觉方位的精确，也有认为它帮助细胞从外界摄取物质并运向内节。Brown称它为树突(dendrites)，由于它从椭圆体发出，故认为它将能量从内节运向外节。大鲵核周体上发出轮生的细胞质突起，在有限的资料中未见报道，机能有待探讨。

参 考 文 献

王厚华等 1981 两种夜间活动壁虎的视网膜光学显微镜和电子显微镜观察 动物学报 26(1):5—8。

吴奇久等 1980 青蛙视网膜神经节细胞计数及分布特点的研究 动物学报 26(1):10—17。

阳爱生等 1983 大鲵的胚胎发育 动物学报 29(1):42—47。

李俊凤等 1983 黑斑蛙光感受器计数和分类——扫描电镜研究 动物学报 35(2):113—118。

张育辉等 1989 中国大鲵的周围神经系统 陕西师大学报(自然科学版) 17(1):52—57。

鲍义恒等 1979 蛤蚧视网膜的显微结构及其光感受细胞的亚显微结构 生物化学与生物物理进展 3:71—74。

Brown, P. K. *et al*. 1963 The visual cell and visual pigment of the mudpuppy, *Necturus*. J. Cell Bio. 19:79—106.

Dowling, J. E, Werblin, F. S. 1969 Oranization of retina of the mudpuppy, *Necturus macucosus*. I. synaptic structure. J. Neurophysiol. 32:315—338.

Linke, R. *et al*. 1988 Comparative studies on the eye morphology of lungless salamanders, family plethodontidae, and the effect of miniaturization. J. Morphol. 189:131—143.

Maturan, H. R. 1959 Number of fibres in the optic nerve and the number of ganglion cells in the retina of anuranus. Nature. 183:1406—1407.

Nilsson, S. E. G. 1965 The ultrastructure of the receptor outer segments in the retina of the leopard frog (*Para pipiens*). J. Ultrastruct. Res.

Werblin, F. S, Dowling, J. E. 1969 Organization of retina of the mudpuppy, Necturus macucosus. II. intercellular recording. J. Neurophysiol. 32:339—354.

图 版 说 明

1.光镜下大鲵视网膜固有神经组织的横断面。×240

Light micrograph of horizontal section of the retina intrinsia neural tissne in *A. davidianus*. ×240

2.扫描电镜下两类视细胞的分布。

The distribution of two type photoreceptors from SEM.

3.视神经乳头及其周围的视细胞分布。

Optica nerve papilla and the photoreceptors in it's periphery.

4.视杆外节上有20—30条小叶间沟。

There are 20—30 interlobular furrows on outer segment of rod.

5.视杆外节表面有一些细小突起，视杆和视锥细胞的核周体都发出20—30条细胞质突起。

There are some fine processes on surface of outer segment of rod and 20—30 plasma processes on perinuclear body of rod or cone.

6.视杆的萼状突起位于小叶间沟内，视锥的萼状突起在外节表面。

The calycal processes are located in interlobular furrows of rod and the surface of outer segment of cone.

7.视网膜铺片上的节细胞分布。×132

The distribution of ganglion cells in stretch retina. ×132

8.幼体视细胞的扫描电镜图。

SEM view of photoreceptors in larve.

STUDY OF RETINA IN *Andrias davidianus* WITH IM AND SEM

Zhang Yuhui Li Pipeng Fang Rongsheng Ma Xinming Xing Lihong

(Shanxi Normal University)

The retina in *Andrias davidianus* were observed with light and scanning electron microscope. It is found that: There are about 130000 photoreceptors and 8000 ganglion cells per retina. The rate of rod to cone is 8.5:1. The hree nuclear layers and the two plexform layers are evenly dispersed in the retina. No forea centralis is faunded. On the surface of both rod and cone, there are 20—30 calycal processes on the outer segment and 20—30 plasma processes which extended from perinuclear body. But, typical interlobuar furrows were only observed on the outer segment of rod. The structure of larval retina was also studied. At last, the relationship between the structure and function is discussed.

Key words: *Andrias davidianus*, Retina, Morphology, Scanning electron microscopy

图版 I

